

景观生态学中生态连接度研究进展

富 伟, 刘世梁*, 崔保山, 张兆苓

(北京师范大学环境学院 水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875)

摘要:生态连接度对生物迁移扩散、基因流动、干扰扩散等生态过程具有重要作用,是目前景观生态研究的热点内容。生态连接度是测度景观对于资源斑块间运动的促进或者阻碍作用程度的指标。它主要基于渗透和图论两大理论,通过实验、模型模拟以及指数等量化方法描述区域景观结构和功能的变化,广泛应用在自然景观和城市景观格局优化中,对生物多样性保护以及城市开放空间规划具有重要作用。介绍生态连接度的理论基础、评价方法,应用以及主要结论,并对景观生态学中生态连接度的未来研究方向进行展望,以促进生态连接度研究的进一步发展。

关键词:生态连接度;渗透理论;图论;连接度模型;连接度指数

文章编号:1000-0933(2009)11-6174-09 中图分类号:Q14 文献标识码:A

A review on ecological connectivity in landscape ecology

FU Wei, LIU Shi-Liang*, CUI Bao-Shan, ZHANG Zhao-Ling

School of Environment, State Key Laboratory of Water Environment Simulation, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(11): 6174 ~ 6182.

Abstract: As a hot topic in Landscape Ecology study, ecological connectivity is playing very important roles in wildlife dispersal, ecosystem energy flow and disturbance spread. Ecological connectivity is the degree to which the landscape facilitates or impedes the movement of ecological flows among resource patches. Ecological connectivity mainly based on percolation theory and graph theory, describes the landscape structure and function by using the quantified methods of experiments, models and indices. Ecological connectivity is applied broadly in the natural landscape and urban landscape and is meaningful to the biological conservation and open urban area planning. In the paper, the theoretical basis, research method, findings and applications, ongoing prospects of the ecological connectivity, are reviewed so as to promote the further development in this research field.

Key Words: ecological connectivity; percolation theory; graph theory; connectivity models; connectivity indices

景观生态学是将地理学中的空间分析与生态学中的功能分析相结合,关注景观结构对生态过程影响的科学^[1]。生态连接度是景观生态学研究的主要内容之一,对种子迁移和扩散^[2]、动物迁移^[3]、基因流动^[4]、以及干扰渗透^[5]和土壤的侵蚀^[6]等生态过程具有重要影响,是维护自然生态系统完整性^[7]、可持续性^[8]和稳定性^[9]的重要因素。目前,由于景观的破碎化和孤岛化现象日益严重,维护、恢复和重建景观之间结构和功能的联系,成为提高区域景观功能、维持区域生态安全的重要手段^[10]。因此,生态连接度的理论和方法不仅成为景观生态研究的热点问题之一,而且广泛应用在野生动物保护以及城市开放空间规划的实践中^[11,12]。

本文将主要从生态连接度的理论发展、研究方法、实践应用及主要结论等方面介绍生态连接度的研究,并对其应用前景进行展望,为生态连接度进一步研究及应用提供依据。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40871237);国家重点基础研究发展规划资助项目(2003CB415104)

收稿日期:2008-07-23; 修订日期:2009-04-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shiliangliu@163.com

1 理论基础

生态连接度的概念最早由 Merriam 提出^[13],是一定区域内物种特性以及景观结构对种群运动的综合作用的测度指标。通过特定生态过程,景观中一些生物亚群体相互影响、作用形成有机整体。Forman 和 Gordron 将其定义为“描述景观中廊道或基质如何连接和延续的一种测度指标”^[14],强调特定景观组分中连接度测度的重要性。随后,Taylor 进一步认为连接度是景观促进(或者阻碍)资源斑块之间运动的程度^[15],综合考虑整体景观对更广泛生态过程(流)的影响作用,扩展了连接度的应用范围。陈利顶和傅伯杰等提出连接度受景观要素及其空间分布格局、生态过程以及研究目的和对象等因素的影响,是景观要素中生态过程进行顺利程度的相对测度指标^[16]。总体上,生态连接度包含结构连接度和功能连接度两个层面^[17],例如 Kindlmann 和 Burel 的最新综述也将连接度分为以上两个方面进行介绍^[12],综合和全面地反映了景观结构和功能特征。其主要理论包括以下两个方面。

1.1 渗透理论

渗透理论最初用以描述胶体和玻璃类物质的物理特性,后来逐渐成为研究流体在聚合材料媒介中运动的理论基础。渗透理论的要点是当媒介的密度达到某一临界值时,渗透物突然能够从媒介的一端到达另外一端。在景观生态连接度的应用中,渗流理论表示景观组分密度存在阈值,支持某一特定的生态过程(如流行病、火、生物多样性变化等)在景观中发生渗透(图1)^[18]。生态连接度的定义以生态过程为导向,在一定程度上取决于特定生态过程如何联系景观要素。渗流理论对控制生态过程具有重要的作用,如果生态过程不仅能在邻域的单元中而且能在分隔的单元中发生渗透,景观连接度将会随着斑块聚集范围增大而增大^[19,20]。

在早期的连接度研究中,由于渗透理论基于简单随机过程,并具有显著可预测阈值特征,对大尺度上景观结构连接度的变化分析^[21,22],以及基于栅格数据的生态过程随机模拟具有重要的指导意义^[23]。然而,渗透理论认为连接度的变化或者景观的破碎化与景观要素(斑块)丧失呈线性关系^[24],仅考虑了维持某种生态功能的景观组分密度对景观连接度的影响,在复杂的景观格局以及功能变化的分析中具有一定的局限。

1.2 图论理论

图论广泛应用在信息科学、社会科学以及生态学的食物链与食物网分析,是量化网络连接度和流量的重要方法^[25,26]。根据 Harary 的分类,图是由一系列的节点和连接它们的线段所组成的^[27]。图论中的路径是不同的节点连接线段所组成的。路径的长度是由对于线段的特殊定义而决定的。路径分为闭合的环形路径和不闭合的分枝路径,(图2)^[28]。

在景观生态学的相关研究中,图论极大推动了与连接度和生态流相关研究的发展。在生态连接度的研究中,通过对图中要素参数赋予特定的生态意义(表1),图能较好地反映结构连接度和功能连接度,以一种直观和可视化的方式表示区域和自然系统的网络特性,为跨尺度分析以及景观动态的直接表示提供框架^[29]。

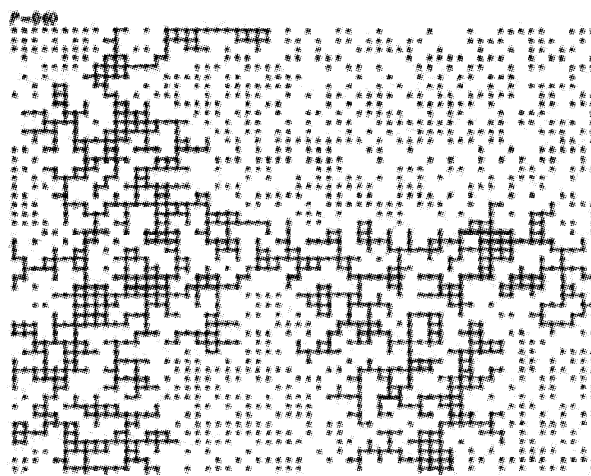


图1 渗透过程中景观要素的结构连接度^[18]

Fig.1 Structural connectivity of landscape elements in percolation

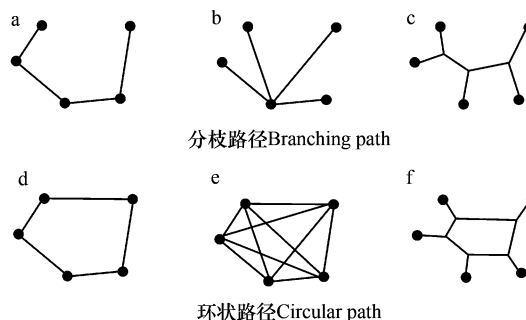


图2 图论中典型的路径结构^[28]

Fig.2 Typical path structures in graph

表 1 图论中各个参数的定义以及生态学意义^[30]

Table 1 Definitions and ecological relevance of graph terminology

参数 Parameter	定义 Definition	生态学意义 Ecological relevance
典型路径长度 Characteristic path length	网络平均最短路径 A network attribute measuring the average shortest path length over the network	对缀块种群(而不是复合种群或亚种群)而言,路径长度越短,斑块可达性越高 If the characteristic path length is short, all patches tend to be easily reachable. This implies a patchy population rather than a metapopulation or subpopulations
聚集系数 Clustering coefficient	节点邻域的平均组分数目 A node attribute measuring the average fraction of the node's neighbors that are also neighbors with each other	节点高度聚集促进扩散以及干扰。斑块丧失对这些节点的影响较小,因为还有其它节点的连接 Highly clustered nodes facilitate dispersal and spread of disturbances. They may be more resilient to patch removal due to many redundant pathways
分离或连接的关系 Compartmentalization or connectivity correlation	网络中节点的度与其周围节点度的平均值的关系 A network attribute measuring the relationship between node degree and average node degree of its neighbor	较高的分离度降低网络中的运动速度,可能会隔离叠加的干扰 High compartmentalization slows movement through a network and may isolate the potentially cascading effects of disturbance
成分 Component	一系列相互具有连接关系的节点 A set of nodes that are connected to each other	具有相同成分的斑块相互之间具有可达性,不同成分的斑块之间不存在可达性。这表示不同成分之间可能存在遗传分化 Patches in the same component are mutually reachable. There is no movement between different components, implying eventual genetic divergence
度 Degree	连接一个节点需要的线段数目 A node attribute measuring the number of edges (or neighbors) adjoining a node	度较低的斑块如果周围的斑块不断扩张,其更容易消失。度较高的斑块根据质量和面积差异,可能成为种群的源或汇 Low-degree patches may be vulnerable to extinction if neighboring patches are developed. High-degree patches may be population sources or sinks, depending on size and quality of patch.
直径 Diameter	连接网络中任意两个节点的最长路径(可能为多条) A network attribute measuring the longest shortest path joining any two nodes in the network (there may be more than one)	直径越短,网络中运动速度越快,对于目标生物既具有正面的影响(促进扩散)又具有负面的影响(疾病的传播) Short diameter implies fast movement through the network; This could be beneficial (dispersal is easy) or detrimental (spread of disease) for the focal organism
路径 Path	连接网络中任意两个节点的连续线段 A sequence of consecutive edges in a network joining any two nodes	表示个体在景观中运动可能遵循的路径 Represents the possible routes an individual may take while traveling across the landscape

2 研究方法

连接度的研究方法主要是采用不同的手段量化景观结构和功能变化,由于综合考虑了景观的动态过程以及生态过程,其研究的方法引起了景观生态学领域的广泛关注和讨论^[11,12,23,31~35],根据这些研究,本文将各种方法总体上分为 3 类:实验研究方法(主要侧重对动物的研究)、模型模拟特定生态过程的研究方法以及利用景观格局指数量化的研究方法。

2.1 实验研究

基于生物体运动或分布的数据是最直接和真实的功能连接度。实验的方法主要根据不同种类生物,利用生物遥测^[36]、标记释放回捕^[37]和大量标记回捕^[38]等方法详细地跟踪个体的运动路径,获得生物体行为特征的直接数据。斑块尺度动物的迁移率本身可以作为连接度的一个指标^[39]。景观尺度的连接度可以利用大范围内物种的分布表征^[40]。总之,实验的方法能够真实反映连接度的变化,但是所需数据量较大,时间周期较长,在不同空间尺度的应用具有一定局限性。

2.2 模型研究

由于在大尺度上进行实验和观测研究所面临的困难,模型的研究方法可以进一步利用有限的的数据,抽象和简化真实系统,在景观生态学的研究中占有重要的位置。在生态连接度的研究中,模型主要包括景观动态模型、复合种群模型、迁移扩散模型等类型。

景观动态模型仅仅考虑了景观结构的变化,而忽略了生态连接度对生态过程的支持,所以常常与景观格

局的动态分析模型相互交叉^[41]。

复合种群模型则是将连接度(破碎化)作为种群动态的一个指标,分析连接度对于种群的影响,具有代表性的应用模型有经典的 Levins 复合种群灭绝模型^[42],Fahrig 和 Merriam 提出相互连接斑块上内外种群动态模型^[43],Hanski 和 Ovaskainen 在 Nature 杂志上提出的复合种群承载力模型^[44]、以及 Martensen 等提出的种群丰富度模型等^[45]。

迁移扩散模型的模拟能够较好地将生态过程与景观格局联系起来,而且打破了仅限于生物的生态过程的研究。迁移扩散的模型主要有随机统计模型和距离统计模型。随机模型基于虚拟的生物个体在栅格中的运动的模拟,随机迁移模型和扩散模型都属于这种类型,模型的参数校准的数据量较大。而距离模型能够较好地简化数据量过大的问题,水平距离能够一定程度上反映迁移过程的范围和强度(如重力模型),但对景观功能的反映不足^[46,47]。最小耗费距离模型反映能够通过阻力反映景观功能之间的变化和联系,广泛应用在如干扰传播等生态过程的研究中^[48],其研究方法已经引起学者的关注^[49],具有较好的应用前景。

2.3 指数研究

景观指数是指能够高密度浓缩景观格局信息,反映其结构组成和空间配置某些方面特征的简单定量化指标。景观格局指数中的连通性指数、最近距离指数、分维数,斑块聚合度指数,景观分离度指数、分割指数、有效网格数等指数都具有一定程度的结构连接度的意义^[50]。目前,越来越多新指数在实验和模型模拟研究发展的推动下不断涌现,综合地反映了景观结构和功能的变化,极大地简化了生态连接度研究的方法。

许多模型能够直接作为指数或者经过改造成为指数,最为普遍的是最小耗费距离模型,因为其本身就可以作为景观阻力功能的量化指标。如王瑶等人就将最小耗费距离作为景观通达性分析的定量化指标,分析景观之间的功能连接度^[51]。Marulli 和 Mallarach 将最小耗费距离进行数学变换后的生态连接度指数 ECI 作为空间上生态连接度的分类指标^[52]。

图论引入和发展极大丰富了生态连接度指数的种类。图中的边数目、成分数目及大小和直径的长度(表 1)以及简单测度指标如 Harary 指数、相似概率指数可以通过对图的结构测度反映生态连接度^[29,53]。进一步将图的结构与斑块性质、生态过程阈值等要素联系的综合指数在实际的应用中更具有适用性,如流动指数(Flux)、综合连接度指数 IIC 和连接度概率指数 PC 等^[54,55]。这些指数不仅能够定量化描述生态连接度,而且能够识别具有重要生态连接度的区域和组分。

连接度的指数类型多样,根据相关的文献分别选取在不同时期的生态连接度量化指标:景观格局指数中的连接性指数 CI、基于最小耗费距离的生态连接度指数 ECI 以及最新基于图论的综合连接度指数 IIC 和连接度概率指数,对比不同指数的应用性质(表 2)。

由以上的对比可知,CI 和 ECI 指数能够一定程度上直接和间接反映景观结构变化与连接度的关系,并且能够识别具有重要连接度的地区。但这两个指数对于一定的特殊景观结构下的连接度测度与景观生态学的一些基本理论矛盾,如单一斑块内的连接度最高,而这两个指数值为 0。虽然在实际应用中很少会遇到这种情况,但是孤立斑块的丧失作为景观破碎化的重要表现,对其测度的不精确必然影响到指数对景观结构和功能的正确反映。另外,栅格数据像元大小对于结果的影响,可能使这两种指数在景观异质性较低、孤立斑块不断丧失的景观结构动态变化测度的应用中受到限制。ECI 指数较多地考虑了景观基质对生态过程的作用,但忽略了源斑块对其承载作用。IIC 和 PC 则恰恰相反,二元和概率模型的值较多考虑水平距离。所以这两种方法的相结合,不但能够较好反映景观破碎化、识别垫脚石斑块,而且综合考虑了景观中各个要素对生态过程的影响,能够更好地测度生态连接度。

综上所述,生态连接度的研究方法已经在以上 3 个方面取得了较快的发展。由于各种研究方法及其组成部分具有各自的优点和局限,在实际应用中应根据不同的研究目标以及区域的景观异质性特征选取适当的研究方法,准确反映特定生态过程支持下的生态连接度。

3 应用及主要结论

生态连接度的理论以及方法由于有助于在有限的空间格局内,通过维护和发展景观之间的连接程度,促

进区域景观功能的发挥。在实际应用中,与建立和维护景观安全格局以及规划生态网络等方面具有相似之处^[56,57]。其应用的领域主要分为以下两个方面。

表 2 典型连接度指数性质对比
Table 2 Comparison of typical connectivity indices

指数 Index	连接性指数 Connectance index	生态连接度指数 Ecological connectivity index	综合连接度指数 Integral index of connectivity	连接度概率指数 Probability of connectivity
公式 Formula	$\text{Connect} = \left[\frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n c_{ijk}}{\sum_{i=1}^m \frac{n_i(n_i-1)}{2}} \right] \times 100$	$ECI = 10 - 9 \frac{\ln(1 + (x - x_{\min}))}{\ln(1 + (x_{\max} - x_{\min}))^3}$	$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i \cdot a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2}$	$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i \cdot a_j \cdot p_{ij}^*}{A_L^2}$
数据 Data	栅格数据 Raster	栅格数据和矢量数据 Raster and Vector	矢量数据 Vector	矢量数据 Vector
分类 Type	结构连接度 Structural	功能连接度 Functional	结构和功能连接度 Structural and Functional	结构和功能连接度 Structural and Functional
优点 Virtue	直接反映景观动态变化 Direct representation of landscape dynamic	间接反映景观动态变化 Indirect representation of landscape dynamic	直接反映景观动态变化 Direct representation of landscape dynamic	直接反映景观结构动态变化 Direct representation of landscape dynamic
	识别较大范围内的连接的相对重要程度 Recognition of the importance of connectivity at large scale	识别较大范围内的连接度相对重要程度 Recognition of the importance of connectivity at large scale 考虑基质和廊道的影响 Consideration of the effects of matrix and corridor	识别连接度的相对重要程度 Recognition of the importance of connectivity 孤立或者连接斑块的丧失分别使结果增大和减小 The value increase(decrease) with the remove of isolated (connected) patch 斑块中只有一个斑块时,其值最大 Maximum value when a single habitat patch covers the whole landscape.	识别连接度的相对重要程度 Recognition of the importance of connectivity 孤立或者连接斑块的丧失分别使结果增大和减小 The value increase(decrease) with the remove of isolated (connected) patch 斑块中只有一个斑块时,其值最大 Maximum value when a single habitat patch covers the whole landscape
缺点 Defect	栅格像元大小影响结果 The pixel size affects the value	栅格像元大小影响结果 The pixel size affects the value	较少考虑基质和廊道的影响 作用 Little consideration of the effects of matrix and corridor	较少考虑基质和廊道的影响 作用 Little consideration of the effects of matrix and corridor
	景观中仅存在一个斑块时,其值最小 Minimum value when a single habitat patch covers the whole landscape 孤立斑块的丧失也可导致其值变小 The remove of the isolated patch decreases the value	景观中只有一个斑块时,该指数无意义 The index has no meaning as the landscape with only one patch 孤立斑块丧失,其值可能变大也可能变小 The remove of the isolated patch decreases value or increases the value 较少考虑源斑块的影响 Little consideration of the effect of source patch		

3.1 在自然景观中的应用及结论

在自然景观中,由于连接度对动物迁移扩散等生态过程的描述,连接度在野生动物保护的相关领域应用较为广泛。在国外研究中:Briers 将网络连接度指数作为自然保护区选择中的一个要素,充分考虑到自然保护区网络的空间形态和连接状态^[58];Bruinderink 等利用景观连接度的指数对欧洲西南部大型哺乳动物栖息地生态网络进行了现状评价并为规划提供了建议^[59];Uezu 等利用有无廊道以及斑块的分离度作为结构连接

度指数和物种运动作为功能连接度指数,研究了不同种类的连接度对 7 种大西洋森林鸟类数目的影响差异^[60];Münkemüller 和 Johst 利用平均迁移率作为连接度指标,分析了具有密度补偿的种群能够从较高的连接度中获益,而具有密度过补偿的种群则具有较高的灭绝风险^[61];Neel 利用景观格局指数分析了连接度对基因流的影响,在整个网络连接度下降的情况下,连接度在特定尺度下足以维持基因流动^[62]。在国内的研究中:俞孔坚提出的景观安全格局理论,及其在不同的自然保护区内的应用,也考虑到了景观之间连接度的影响^[56];岳天祥和叶庆华通过连接度模型评价了黄河三角洲湿地连接度^[63]。姜广顺等通过模糊赋值定量评价了完达山地区马鹿生境连接度^[64]。朱丽娟和刘玉红利用生境适宜性评价模型分析了丹顶鹤生境连接度对物种生境利用程度的影响^[65]。

对于生物保护主要的结论有:(1)连接度对不同种类,数量以及群系的生物作用具有差异;(2)连接度在不同尺度下对生态过程的支持能力不同;(3)连接度对生物多样性的保护具有重要作用。

3.2 在城市景观中的应用及结论

城市作为人类干扰强烈的区域,识别和恢复景观之间的连接度是城市景观生态规划领域的重点问题。在国外相关研究的应用中:Cook 利用景观格局指数作为连接度的测度指标,评价了美国菲尼克斯市的生态网络^[66];Marullih 和 Mallarach 采用 ECI 指数对巴塞罗那中心区景观进行评价,并且确定了对当地景观具有重要连接度的区域^[52];Levin 等利用改造的最小耗费距离模型分析了在国家尺度上分析了以色列国家尺度上和区域尺度上的连接度,肯定了开放空间在生态保护中的价值^[67]。Parker 等对澳大利亚新南威尔士地区景观功能的快速评价定性描述景观连接度,并设计重要的廊道以提高区域景观的生态功能^[68]。在国内的研究中:王海珍和张利权利用 CI 指数以及图论中的网络结构量化指数分析了厦门本岛生态网络规划对于景观功能的影响^[69];武剑锋等采用 ECI 指数对深圳市整体生态连接度进行评价^[70];孔繁花和尹海伟探讨了基于重力模型的济南城市绿地生态网络连通性构建^[71];熊春妮等利用 IIC 和 PC 指数进行重庆市绿地系统结构连接度的评估^[72]。

这些应用对于规划以及生态保护方面的重要结论有:(1)城市中有一些地区(垫脚石斑块)对生态连接度的维护具有相对重要的作用;(2)景观之间的连接实体(如生态廊道、生态网络等)具有修复和重塑景观功能的性质。

目前,国内外对于生态连接度的研究进行地较为广泛,国外的研究主要侧重于生态连接度的定量评价方法及其生态连接度与生态过程的相互作用机制的研究。相对而言,国内的研究不够深入,主要以国外相关研究的成果作为基础,将其评价方法主要运用在城市生态保护领域,应用的领域不够广泛。

4 研究展望

目前,生态连接度研究已经在理论、方法以及应用方面取得了较快的发展,取得了许多具有价值的研究成果。今后该领域的研究将主要侧重在方法和应用方面。

在方法研究方面:模型和指数开发和改造,将进一步提高连接度对景观结构和功能的反映;不同方法的测度对尺度和粒度变化的灵敏性将进一步,以更好地指导应用中遇到的实际问题;相同的时间和空间尺度内不同方法的对比,有助于在实际应用中选择适宜的方法;将进一步降低主观赋值和误差,提高方法的准确性。

在应用研究方面:物质能量流动、干扰传播等生态过程将同生物的迁移扩散运动一同进行充分的研究;连接度与景观异质性以及生物种群等的相互关系将会得到进一步地研究;连接度将应用到综合生态目标下的景观格局优化与调整中,但是如何解决多个生态过程下的连接度的差异问题,将会是其中的一个难题。

References:

- [1] Turner M G, O'Neill R V, Gardner R H, *et al.* Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1989, 3(3): 153–162.
- [2] Grashof-Bokdam C, Jansen J, Smulders M J M. Dispersal patterns of *Lonicera periclymenum* determined by genetic analysis. *Molecular Ecology*, 1998, 7(2): 165–174.

- [3] Beier P, Noss R F. Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conservation Biology*, 1998, 12(6): 1241—1252.
- [4] Green D G. Connectivity and complexity in landscapes and ecosystems. *Pacific Conservation Biology*, 1994, 1(3): 194—200.
- [5] Turner M G, Gardner R H, Dale V H, *et al.* Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos*, 1989, 55(1): 121—129.
- [6] Davenport D W, Breshears B P, Wilcox C D, *et al.* Sustainability of piñon-juniper ecosystems—a unifying perspective of soil erosion thresholds. *Journal of Range Management*, 1998, 51(2): 231—240.
- [7] Collinge S K. Spatial arrangement of habitat patches and corridors: clues from ecological field experiments. *Landscape and Urban Planning*, 1998, 42(2-4): 157—168.
- [8] Raison R J, Brown A G, Flinn D W. Criteria and indicators for sustainable forest management. London: CAB Publishers, 2001. 959—967.
- [9] Crist M R, Wilmer B, Aplet G H. Assessing the value of roadless areas in a conservation reserve strategy: biodiversity and landscape connectivity in the northern Rockies. *Ecological Applications*, 2005, 42(1): 181—191.
- [10] Wu J G. Landscape ecology: pattern, process, scale and hierarchy. Beijing: Higher Education Press, 2000. 213—256.
- [11] Goodwin B J. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology*, 2003, 18(7): 687—699.
- [12] Kindlmann P, Burel F. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, 2008, 23(8): 879—890.
- [13] Merriam H G. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape patterns. In: Brandt J, Agger P, eds. *Proceedings of the 1st International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning Denmark*; Roskilde University, 1984.
- [14] Forman R T T, Gordon M. *Landscape Ecology*. New York: John Wiley & Sons, 1986. 10—14.
- [15] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, *et al.* Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 1993, 68(3): 571—573.
- [16] Chen L D, Fu B J. The ecological significance and application of landscape connectivity. *Chinese Journal of Ecology*, 1996, 15(4): 37—42.
- [17] Wu J G. Landscape ecology: concepts and theories. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(1): 42—52.
- [18] Stauffer D, Aharony A. *Introduction to percolation theory*. New York: C R C Press, 1994. 3.
- [19] With K A, King A W. The use and misuse of neutral landscape models in ecology. *Oikos*, 1997, 79(2): 219—229.
- [20] Gardner R H, Turner M G, O'Neill R V, *et al.* Simulation of the scale-dependent effects of landscape boundaries on species persistence and dispersal. New York: Chapman & Hall, 1991. 319—338.
- [21] Gardner R H, Milne B T, Turner M G, *et al.* Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1987, 1(1): 19—28.
- [22] Metzger J P, Décamps H. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica*, 1997, 18(1): 1—12.
- [23] Tischendorf L, Fahrig L. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 2000, 90(1): 7—19.
- [24] Wiens J A, Schooley R L, Weeks R D. Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos*, 1997, 78(2): 257—264.
- [25] Thulasiraman K, Swamy M N S. *Graphs: theory and algorithms*. New York: Wiley-Interscience, 1992. 1—10.
- [26] Taaffe E J, Gauthier H L. *Geography of transportation*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1973. 33—45.
- [27] Harary F. *Graph theory*. Massachusetts: Addison-Wesley, 1969. 1—16.
- [28] Chen Y G, Liu J S. The DBM features of transport network of a district: a study on the Laplacian Fractals of Networks of communication Lines. *Scientia Geographica Sinica*, 1999, 19(2): 114—118.
- [29] Ricotta C, Stanisci A, Avena G C, *et al.* Quantifying the network connectivity of landscape mosaics: a graph-theoretical approach. *Community Ecology*, 2000, 1(1): 89—94.
- [30] Minor E S, Urban D L. A Graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology*, 2008, 22(2): 297—307.
- [31] Tischendorf L, Fahrig L. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 2000, 15(7): 633—641.
- [32] Moilanen A, Hanski I. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*, 2001, 95(1): 147—151.
- [33] Tischendorf L, Fahrig L. On the use of connectivity measures in spatial ecology: A reply. *Oikos*, 2001, 95(1): 152—155.
- [34] Moilanen A, Nieminen M. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 2002, 83(4): 1131—1145.
- [35] Calabrese J M, Fagan W F. A comparison—shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2004, 2(10): 529—536.
- [36] Hansbauer M M, Storch I, Lue S, *et al.* Survival of dispersing versus philopatric juvenile snowshoe hares: do dispersers die? *Biological Conservation*, 2008, 141(3): 782—791.
- [37] Bowne D R, Bowers M A, Hines J E. Connectivity in an agricultural landscape as reflected by interpond movements of a freshwater turtle. *Conservation Biology*, 2006, 20(3): 780—791.

- [38] Olsson M, Widén P, Larkin J L. Effectiveness of a highway overpass to promote landscape connectivity and movement of moose and roe deer in Sweden. *Landscape and Urban Planning*, 2008, 85(2): 133—139.
- [39] Van Langevelde F. Scale of habitat connectivity and colonization in fragmented nuthatch populations. *Ecography*, 2000, 23(5): 614—622.
- [40] Meegan R P, Maehr D S. Landscape conservation and regional planning for the Florida panther. *Southeastern Naturalist*, 2002, 1(3): 217—232.
- [41] With K A, Garder R H, Turner M G. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos*, 1997, 78(1): 151—169.
- [42] Hess G R. Linking extinction to connectivity and habitat destruction in metapopulation models. *The American Naturalist*, 1996, 148(1): 226—236.
- [43] Fahrig L, Merriam G. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 1985, 66(6): 1762—1768.
- [44] Hanski I, Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 2000, 404(6779): 755—758.
- [45] Martensen A C, Pimentel R G, Metzger J P. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 2008, 141(9): 2184—2192.
- [46] Gehring T M, Swihart R K. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation*, 2003, 109(2): 283—295.
- [47] Cowen R K, Prais C B, Srinivasan A. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 2006, 311(5760): 522.
- [48] Gonzalez J R, Barrio G, Duguy B. Assessing functional landscape connectivity for disturbance propagation on regional scales—A cost-surface model approach applied to surface fire spread. *Ecological Modelling*, 2008, 211(1-2): 121—141.
- [49] Adriaenssens F, Chardon J P, Blust G D, *et al.* The application of ‘least-cost’ modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 2003, 64(4): 233—247.
- [50] Mcgarigal K, Cushman S A, Neel M C, *et al.* FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. Amherst: University of Massachusetts, 2002.
- [51] Wang Y, Gong L H, Li X J. Analysis of the cultured landscape accessibility based on minimum cumulative resistance model. *Geospatial Information*, 2007, 5(4): 45—47.
- [52] Marulli J, Mallarach J M. A GIS methodology for assessing ecological connectivity: application to the Barcelona Metropolitan Area. *Landscape and Urban Planning*, 2005, 71(2): 243—262.
- [53] Pascual-Hortal L, Saura S. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, 2006, 21(7): 959—967.
- [54] Urban D, Keitt T. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology*, 2001, 82(5): 1205—1218.
- [55] Saura S, Pascual-Hortal L. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 2007, 83(2-3): 91—103.
- [56] Yu K J. Landscape ecological security patterns in biological conservation. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(1): 8—15.
- [57] Opdam P, Steingrover E, Rooij S. Ecological networks: A spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 2006, 75(3-4): 322—332.
- [58] Briers R A. Incorporating connectivity into reserve selection procedures. *Biological Conservation*, 2002, 103(1): 77—83.
- [59] Bruinderink G G, Sluis T D, Lammertsma D, *et al.* Designing a coherent ecological network for large mammals in northwestern Europe. *Conservation Ecology*, 2003, 17(2): 549—557.
- [60] Uezu A, Metzger J P, Viellard J M E. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation*, 2005, 123(4): 507—519.
- [61] Münkemüller T, Johst K. Compensatory versus over-compensatory density regulation: Implications for metapopulation persistence in dynamic landscapes. *Ecological Modelling*, 2006, 197(1-2): 171—178.
- [62] Nell M C. Patch connectivity and genetic diversity conservation in the federally endangered and narrowly endemic plant species *Astragalus albens* (*Fabaceae*). *Biological Conservation*, 2008, 141(4): 938—955.
- [63] Yue T X, Ye Q H. Models for landscape connectivity and their applications. *Acta Geographica Sinica*, 2002, 57(1): 67—75.
- [64] Jiang G S, Zhang H M, Ma J Z. The fragmentation and impact factors of red deer habitat in Wandashan region, Heilongjiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1691—1698.
- [65] Zhu L J, Liu H Y. Landscape connectivity of red-crowned crane habitat during its breeding season in Naoli River Basin. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2008, 24(2): 12—16.
- [66] Cook E A. Landscape structure indices for assessing urban ecological networks. *Landscape and Urban Planning*, 2002, 58(3-4): 269—280.
- [67] Levin N, Lahav H, Ramon U, *et al.* Landscape continuity analysis: A new approach to conservation planning in Israel. *Landscape and Urban*

Planning, 2007, 79(1): 53–64.

- [68] Parker K, Head L, Chisholm L A, *et al.* A conceptual model of ecological connectivity in the Shellharbour Local Government Area, New South Wales, Australia. *Landscape and Urban Planning*, 2008, 86(1): 47–59.
- [69] Wang H Z, Zhang L Q. A GIS, landscape pattern and network analysis based planning of ecological networks for Xiamen Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 144–152.
- [70] Wu J F, Zeng H, Liu Y Q. Landscape ecological connectivity assessment of Shenzhen City. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1691–1701.
- [71] Kong F H, Yin H W. Developing green space ecological networks in Jinan City. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 42–52.
- [72] Xiong C N, Wei H, Lan M J. Analysis of connectivity on greenland landscape in metropolitan region of Chongqing City. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 2237–2244.

参考文献:

- [10] 邬建国. 景观生态学——格局、过程、尺度与等级. 北京: 高等教育出版社, 2000. 213~256.
- [12] 岳天祥, 叶庆华. 景观连接性模型及其应用沿海地区景观. *地理学报*, 2002, 57(1): 67~75.
- [13] 朱丽娟, 刘红玉. 挠力河流域丹顶鹤繁殖期生境景观连接度分析. *生态与农村环境学报*, 2008, 24(2): 12~16.
- [16] 陈利顶, 傅伯杰. 景观连接度的生态学意义及应用. *生态学杂志*, 1996, 15(4): 37~42.
- [17] 邬建国. 景观生态学——概念与理论. *生态学杂志*, 2000, 19(1): 42~52.
- [28] 陈彦光, 刘继生. 区域交通网络分形的 DBM 特征-交通网络 Laplacian 分形性质的实证研究. *地理科学*, 1999, 19(2): 114~118.
- [51] 王瑶, 宫辉丽, 李小娟. 基于最小累计阻力模型的景观通达性分析. *地理空间*, 2007, 5(4): 45~47.
- [56] 俞孔坚. 生物保护的景观生态安全格局. *生态学报*, 1999, 19(1): 8~15.
- [64] 姜广顺, 张明海, 马建章. 黑龙江省完达山地区马鹿生境破碎化及其影响因子. *生态学报*, 2005, 25(7): 1691~1698.
- [69] 王海珍, 张利权. 基于 GIS、景观格局和网络分析法的厦门本岛生态网络规划. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 144~152.
- [70] 武剑锋, 曾辉, 刘亚琴. 深圳地区景观生态连接度评估. *生态学报*, 2008, 28(4): 1691~1701.
- [71] 孔繁花, 尹海伟. 济南城市绿地生态网络构建. *生态学报*, 2008, 28(4): 42~52.
- [72] 熊春妮, 魏红, 蓝明娟. 重庆市都市区绿地景观的连通性. *生态学报*, 2008, 28(5): 2237~2244.